Nicht für den Austausch

Botanik

Sproß-Vegetationspunkt und Blattanlage bei einigen monokotylen Wasserpflanzen

(Potamogeton crispus, Heteranthera dubia, Typha angustifolia)

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung des Doktorgrades

der Naturwissenschaftlichen Fakultät

der Schlesischen Friedrich-Wilhelms-Universität

zu Breslau

vorgelegt von

Maria von Schalscha-Ehrenfeld

aus Rengersdorf/Glatz

Breslau 1941

Druck der Universitätsdruckerei H. Stürtz A.G., Würzburg

D 2.

Referent: Professor Dr. J. Buder
Korreferent: Professor Dr. H. Winkler

Examen rigorosum: 25. Januar 1939

Gedruckt mit Genehmigung der Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Schlesischen Friedrich-Wilhelms-Universität zu Breslau

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Sonderdruck aus
„Planta", Archiv für wissenschaftliche Botanik, 31. Band, 3. Heft
(Verlag von Julius Springer, Berlin W 9)

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41549826_0056

Kapitel 1.

Einleitung.

Als in der 2. Hälfte des vorigen Jahrhunderts das Studium der Wachstumsvorgänge an Vegetationspunkten einsetzte, erfreuten sich gerade die Sproßspitzen von Wasserpflanzen einer besonderen Beachtung. Das ist verständlich, denn sie lassen sich leicht präparieren, weil man gerade bei ihnen oft einen schlanken Kegel findet, dessen Scheitel die ersten Blattanlagen um ein beträchtliches Stück überragt. Solche Kegel verändern im Laufe eines Plastochrons ihren Umriß nur wenig, die einzelnen Präparate sind einander sehr ähnlich; sie zeigen meist auch ein verhältnismäßig klares und übersichtliches Zellnetz.

Ich will nur kurz erwähnen, daß sich unter anderen Sanio (1864) mit *Hippuris vulgaris* beschäftigte; N. Pringsheim (1869) mit *Utricularia*; Vöchting (1873) mit *Myriophyllum*; Kny (1878) mit *Hippuris* und *Elodea*; Haberlandt (1880) mit *Ceratophyllum demersum*; Korschelt (1884) mit *Elodea, Ceratophyllum, Utricularia, Myriophyllum*; Groom (1885) mit *Utricularia, Hippuris, Ceratophyllum, Myriophyllum, Elodea*; Karsten (1886) mit *Elodea, Hippuris, Utricularia*; Schoute (1902), Kniep (1904) und Herrig (1913) mit *Hippuris*.

Die vorstehende Liste, die übrigens keinen Anspruch auf Vollständigkeit erhebt, läßt erkennen, daß die gleichen Pflanzen immer wieder von neuem untersucht wurden. Man kam aber trotz des verhältnismäßig klaren Zellnetzes nicht zu völlig befriedigenden Ergebnissen. Das lag zum Teil an der Unzulänglichkeit der damaligen Untersuchungsmethoden, noch mehr aber an der Schwierigkeit des Gegenstandes selbst! Auch der Einfluß der beiden sich damals bekämpfenden Theorien Nägelis und Hansteins darf nicht unterschätzt werden; denn er bestimmte von vornherein den Standpunkt mancher Forscher und machte sich selbst bei ganz unvoreingenommenen und kritischen Autoren geltend. Groom war einer der ersten, der die Unzulänglichkeit beider Theorien erkannte. So schreibt er (1885, S. 311): „Aus meinen Beobachtungen ergibt sich, daß es nicht mehr angängig ist, alles Scheitelwachstum auf Teilungen einer einzigen Scheitelzelle zurückzuführen. Die Abwesenheit einer solchen bei allen beobachteten Gymnospermen und Angiospermen spricht entschieden gegen die Scheitelzelltheorie; aber auch die Hansteinsche Lehre von den Histogenen kann nicht auf alle Vegetations-

kegel ausgedehnt werden". Am nachdrücklichsten wandte sich KOCH (1893) gegen HANSTEINS Histogentheorie, doch hatte seine Arbeit nicht den verdienten Erfolg. Vielmehr setzten die handlichen HANSTEINschen Termini *Dermatogen, Periblem* und *Plerom* ihren Siegeszug fort, wobei freilich die einzelnen Autoren mit den Worten Periblem und Plerom durchaus nicht immer den gleichen Begriffsinhalt verbanden, und oftmals sogar ein und derselbe Autor die Worte bald in diesem, bald in jenem Sinne anwandte! (Vgl. KORODY 1936, S. 39.)

Daß HANSTEINS Lehre sich trotz der nachdrücklichen Kritik so lange halten konnte, lag in der Hauptsache daran, daß ihre Gegner bei der bloßen Ablehnung stehen blieben, aber nichts entscheidendes Besseres an ihre Stelle setzen konnten. Erst BUDER (mit seinen Schülern A. SCHMIDT, W. ZIMMERMANN, E. KORODY u. a.) gelang es, endgültig über HANSTEIN hinaus zu kommen, indem er den grundsätzlichen Fehler in dessen Konzeption aufdeckte und den Aufbau des Urmeristems der Sprosse aus den Bildungselementen *Tunika* und *Korpus* eindeutig zu beschreiben lehrte. „Im Scheitelteil des Sproß-Vegetationspunktes läßt sich eine für jede Art bestimmte und charakteristische Zahl von Initialgruppen unterscheiden, die *stockwerkartig* übereinander stehen und zusammen das *Initialfeld* bilden. Die Initialen des untersten Stockwerkes teilen sich bald periklin, bald antiklin; sie liefern das Korpus. Die Initialen jedes der darüber liegenden Stockwerke teilen sich dagegen *nur* antiklin, niemals periklin. Sie liefern die Tunikaschichten, die bei den einzelnen Arten in verschiedener Zahl auftreten (4—1) und bei manchen Gymnospermen ganz fehlen können. Wenn in den Tunikaschichten perikline Wände auftreten — und das ist für die 2., 3. und 4. Tunikaschicht die Regel —, so geschieht dies im normalen Entwicklungsgange immer erst außerhalb des Initialfeldes" (BUDER, Ms.).

So einfach und durchsichtig diese Verhältnisse für jeden sind, der sich die Mühe macht, sie einmal konsequent durchzudenken, so scheint die Lehre von Tunika und Korpus manchen Autoren doch immer noch Schwierigkeiten zu bereiten (vgl. das darüber bei RÜDIGER 1939, S. 417/18, Gesagte!). Und es war wohl nicht ganz überflüssig, ihren wesentlichen Inhalt hier noch einmal kurz wiederzugeben, zumal die deutschen Lehr- und Handbücher[1] sich noch immer darüber ausschweigen, während die amerikanischen Forscher, z. B. FOSTER (1935 u. 1936) und seine Schüler sich längst dem Vorgehen BUDERS angeschlossen haben.

Über das spätere Schicksal der aus den Initialen entstandenen Zellen, also über den Anteil, den Tunika und Korpus an der Ausbildung von Epidermis, Rinde und Stele haben, kann nichts Allgemeingültiges ausgesagt werden. Die Initialen sind eben nicht allgemeingültig determiniert, wie es HANSTEIN von seinen Dermatogen-, Periblem- und Pleruminitialen angenommen hat, aus denen sich bekanntlich Epidermis, Rinde und Zentralzylinder herleiten *sollen*. Zwar entsteht — wenigstens bei

[1] Nur bei SCHÜEPP (1926) werden die Ergebnisse von A. SCHMIDT im Nachtrag wiedergegeben.

den Angiospermen — hier freilich, soweit wir bis jetzt wissen, ausnahmslos — die Epidermis aus der ersten Tunikaschicht; aber die erste Tunikaschicht liefert keineswegs immer nur die Epidermis allein, sondern z. B. nicht allzu selten auch Mesophyll (vgl. Rüdiger 1939, S. 433). Der Anteil, den Tunika und Korpus jeweils an Rinde und Stele haben, ist vollends von Art zu Art verschieden und muß für jeden Einzelfall neu festgestellt werden, ebenso ihre Beteiligung am Aufbau der Blätter und Achselknospen.

Da eine Untersuchung der Vegetationspunkte von Wasserpflanzen nach den neuen Gesichtspunkten und mit modernen Hilfsmitteln noch ausstand, entschloß ich mich, eine solche vorzunehmen, beschränkte mich aber auf monokotyle Gattungen, da gerade von Monokotylen ohnehin erst wenige Vertreter genauer untersucht worden sind (vgl. Rüdiger 1939). Ich wählte dabei ausschließlich Arten mit disticher Beblätterung, und zwar aus rein methodischem Grunde, weil nämlich hier mediane Schnitte durch jüngste Blattprimordien am leichtesten und sichersten zu erhalten sind. Meine Wahl fiel auf *Potamogeton crispus, Heteranthera dubia, Typha angustifolia.* Alle drei Arten gehören zu Familien, für die der Aufbau des V.P. und die Anlage von Blatt und Achselknospe bisher noch an keinem Vertreter genauer untersucht worden ist.

Kapitel 2.

Methodisches.

Von *Typha* stand mir im Botanischen Garten der Breslauer Universität genügend Material zur Verfügung. *Heteranthera dubia* wurde im Viktoriabecken bei einer Wassertemperatur von durchschnittlich 30° kultiviert. *Potamogeton crispus* erhielt ich vom Neuhammer-Teich bei Oppeln und nahm es in Kultur, um stets Material zur Hand zu haben.

Die Sproßspitzen von *Potamogeton* und *Heteranthera* wurden in der üblichen Art und Weise präpariert. Bemerken möchte ich aber, daß dabei jeder Druck zu vermeiden ist. Schon durch geringstes Quetschen werden die zarten Blättchen an der Sproßspitze aus ihrer normalen Lage verschoben. Da sie aber die einzige Marke für die Ausrichtung der Blöcke auf dem Mikrotom sind, ist es dann nicht mehr möglich, einen medianen Längsschnitt durch allerjüngste Blattanlagen zu erhalten. Bei *Typha,* wo sämtliche Blätter und der Vegetationskegel unmittelbar dem Rhizom aufsitzen, schnitt ich — wie Rüdiger (1939) — aus dem Gewebe um den Vegetationspunkt kleine Quader.

Zur Fixierung verwendete ich die Juelsche Lösung und verfuhr, wie bereits bei Zimmermann, Korody, Härtel ausführlich beschrieben. Erwähnen möchte ich nur, daß sich bei meinen Objekten ein völliges Entwässern erübrigte, und ich sie aus dem 96%igen Alkohol unmittelbar in ein Alkohol-Benzol-Gemisch überführen konnte.

Geschnitten wurden die Objekte mit einem Minotschen Kurbelmikrotom. Die Schnittdicke betrug 7 μ. Gefärbt wurde größtenteils mit Tannin-Eisenchlorid nach L. Koch (vgl. Zimmermann, Lange, Korody). Dabei werden vor allem die Zellwände tiefschwarz gefärbt. Als äußerst zweckmäßig erwies es sich aber, auch einen Teil der Präparate mit Plasma- und Kernfarbstoffen zu behandeln. Gute Ergebnisse lieferte eine Jodgrün-Fuchsin-Färbung nach Schaede (1933).

Dabei werden die embryonalen, plasmareichen Zellen zinnoberrot gefärbt. Mit zunehmender Differenzierung der Zellen wird der Farbton immer heller. Gezeichnet wurden die Schnitte mit Hilfe eines Zeichenapparates nach Edinger (vgl. Korody 1937, S. 27).

Kapitel 3.

Potamogeton crispus.

A. Die äußere Gestalt des Vegetationskegels.

Unter dem Binokular frei präparierte Sproßspitzen von *Potamogeton crispus* zeigen bei mikroskopischer Betrachtung, daß der vierkantig zusammengedrückte Stengel von einem schlanken Vegetationskegel abgeschlossen wird. Der Grundriß des eigentlichen Kegels ist elliptisch. Es lassen sich also Lang- und Kurzseiten (vgl. Schmidt 1921) unterscheiden. Die jungen Blätter werden an den *Langseiten* ausgegliedert. Um Medianschnitte durch die Blattanlagen zu erhalten, muß daher parallel zu den Kurzseiten des Kegels geschnitten werden. Diese Medianschnitte lassen den schlanken Kegelbau am besten erkennen (Abb. 1 u. 2). Die schwache Hervorwölbung auf der linken Seite des Kegels ist das erste Anzeichen für die Entstehung eines jungen Blattes. Da die Blattanlagen in einer relativ weiten Entfernung von der Scheitelspitze entstehen, und der Kegel bei der Blattbildung infolgedessen nur sehr wenig an Masse verliert, so verändert sich seine Umrißform während eines Plastochrons nur unwesentlich. Sie bleibt auch während der ganzen Vegetationsperiode die gleiche. Dagegen schwankt die absolute Größe des Kegels etwas. Das ist für lebende Pflanzen, die unter verschiedenen äußeren Bedingungen stehen, ganz natürlich. So beträgt die Kegelhöhe durchschnittlich 60—64 μ, die Breite 72—82 μ[1]. Daneben traf ich auch einige von wesentlich geringerer Größe an, mit einer Höhe von etwa 50 μ und einer Breite von 65 μ. Die äußere Gestalt des Vegetationskegels von *Potamogeton crispus* entspricht dem *Elodea*-Typus, wie er bei untergetauchten Wasserpflanzen häufig ist.

B. Der innere Aufbau des Vegetationskegels.

Bei der Durchmusterung einer größeren Zahl genauer Medianschnitte fällt bei vielen auf den ersten Blick der außergewöhnlich klare Aufbau des Sproß-Vegetationspunktes in die Augen. So ist im Kegel, den Abb. 1 zeigt, das ganze Zellmaterial in drei übersichtlichen Lagen angeordnet, die eine zentrale Zellreihe glockenartig umgeben. Erst in einiger Entfernung vom Scheitel sind die zweite und dritte Lage periklin aufgespalten. Ähnliche Bilder treten uns oft entgegen. Man könnte daher leicht zu der Auffassung gelangen, daß das Scheitelwachstum mit vier

[1] Die Breite des Kegels maß ich hier in der Mitte des jüngsten Blatthöckers, da diese meist viel schärfer ausgeprägt war als die obere Ansatzstelle. Auf der Breitenlinie errichtete ich senkrecht die Höhe bis zum Scheitelpunkt.

übereinanderliegenden, voneinander unabhängigen Initialgruppen erfolge. Die drei oberen dürften sich dann stets nur antiklin teilen, und die abgerundete Anfangszelle der Zentralreihe würde eine selbständige Initiale darstellen, die in Form einer einschneidigen Scheitelzelle an ihrer Basis Segmente absondert. Indessen zeigt ein genauer Vergleich einer größeren Anzahl medianer Schnitte, daß im Initialfeld *nur bei den beiden äußersten Lagen* eine perikline Aufspaltung stets fehlt. Sie allein

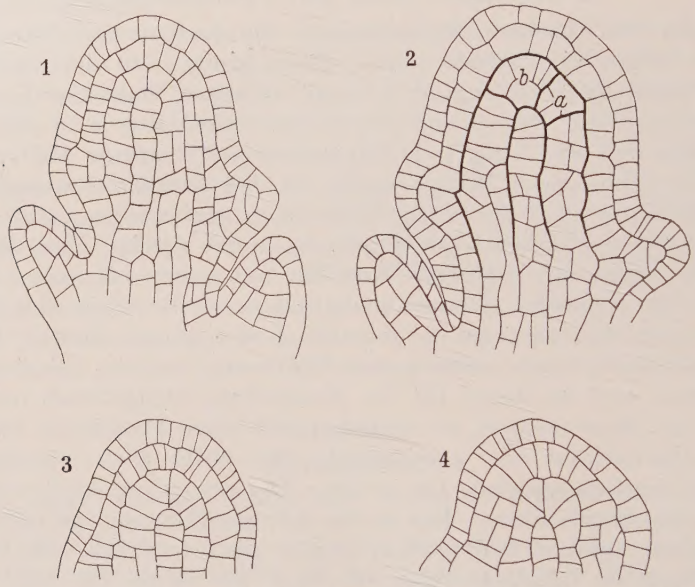

Abb. 1—4. *Potamogeton crispus.* Mediane Längsschnitte durch Achse und Blattanlagen. Vgl. Text. Vergr. 400mal.

sind also wirkliche Tunikaschichten, deren Initialen nur antiklin geteilt werden. In der dritten Lage hingegen finden sich — wenn auch nicht gerade häufig, so doch keineswegs sehr selten! — perikline Wände auch in den Initialzellen und ihren unmittelbaren Nachbarn. So zeigt Abb. 2 bei a eine Periklinalwand; das innere Derivat ist bereits schon wieder antiklin geteilt. Bei der Initialgruppe b haben sich, nach erfolgter perikliner Aufspaltung, in der oberen Hälfte bereits drei neue antikline Wände gebildet. Die Abkunft dieses b-Komplexes aus *einer* Zelle der dritten Lage ist durch seine Lage im Gesamtzellnetz sowie durch die verschiedene Wanddicke mit aller Sicherheit gewährleistet. Die dritte Lage stellt also keine echte Dauerschicht dar, sie gehört nicht mehr zur Tunika. Ihre Initialen erfahren zwar hintereinander eine größere Zahl von antiklinen Teilungen — vorübergehend kann eine geschlossene Lage zustande kommen, wie in Abb. 1 —, später werden sie aber doch wieder periklin geteilt. Die Initialen dieser dritten Lage liefern also das

Korpus. Daraus ergibt sich von selbst, daß die Anfangszelle der obengenannten Zentralreihe keine selbständige „Initiale" im eigentlichen Sinne dieses Wortes (vgl. KLIEM 1937, S. 287/288) sein kann. Denn sie wird ja früher oder später durch die Innenderivate der Initialzellen des 3. Stockwerks immer mehr nach unten abgedrängt werden; sie liegt also nicht mehr im „Initialfeld". Das Zellbild der Abb. 1 läßt sich leicht aus dem Zellnetz von Abb. 2 ableiten. Es brauchen sich die äußeren Zellen des b-Komplexes nur noch ein paarmal antiklin zu teilen und die Innenzelle sich durch einige Querwände zu einer Reihe zu entwickeln, dann ist die Zellanordnung im Scheitel von Abb. 1 wieder hergestellt.

In Abb. 3 wird die Spitze des Korpus von einer Initialzelle eingenommen, die auffällig an eine Scheitelzelle erinnert, die nach rechts und links unten Segmente abgeschnitten hat. Mit einer echten Scheitelzelle hat diese Bildung natürlich nichts zu tun. Sie ist vielmehr ein rein zufälliges Ergebnis, das in ähnlicher Weise immer entsteht, wenn die letzte antikline Wand der Initiale annähernd median verläuft. Die Entstehung einer solchen scheitelzellähnlichen Gestalt aus einer normalen polygonalen Zelle zeigt Abb. 4. Die linke Initiale hat eine „schiefe" Zellmembran eingezogen. Würde parallel zu dieser Zellwand wieder eine solche angelegt werden, so entstünde das gleiche Zellbild wie in Abb. 3. — Aus dem Stadium, das Abb. 3 zeigt, leitet sich eine weitere interessante Variation ab. Durch das Einziehen von mehreren schrägen Wänden in die beiden Korpusinitialen wird die ursprüngliche Zentralkette nach unten abgedrängt. Ein periklines Innenprodukt wird zunächst nicht abgespalten. So ordnen sich die Zellen des Korpus in einer Doppelreihe an, die dann nur von den 2 Tunikaschichten umhüllt wird.

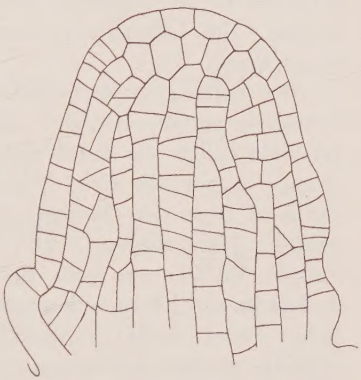

Abb. 5. *Potamogeton crispus*. Medianer Längsschnitt senkrecht zur Schnittführung der Abb. 1. Vergr. 400mal.

Mit den aufgezählten Beispielen habe ich die häufigsten Bilder, die sich auf Längsschnitten darbieten, beschrieben. Natürlich sind nicht alle Fälle von gleicher Durchsichtigkeit. Das letzte Beispiel zeigte schon, daß die meist so auffällige zentrale Zellreihe auch fehlen kann. In den vom Scheitel etwas entfernteren Teilen des Kegels kann eine größere Mannigfaltigkeit auch dadurch erreicht werden, daß die perikline Aufspaltung bald mehr die zweite, bald mehr die dritte Zellenlage bevorzugt.

Bisher haben wir nur Längsschnitte betrachtet, die parallel zur kurzen Achse des Querschnittes geführt waren, also die Blattprimordien trafen. Es ist nicht ohne Interesse zu wissen, wie die dazu senkrechten Längsschnitte aussehen. Als Beispiel diene Abb. 5. Auch hier finden

wir die beiden Tunikaschichten wieder, doch fällt auf, daß die Abkömmlinge der Initialen von Stockwerk 2 schon in geringer Entfernung vom Scheitel perikline Wände einziehen. Später können noch weitere perikline Teilungen folgen (Abb. 5, links). Sehr auffallend ist das verschiedene Aussehen des Korpus. Zwar treten auch hier in der Regel drei deutliche Reihen auf, aber es kommt meist nicht zur Ausbildung einer geschlossenen dritten Zellenlage, sondern die zwei seitlichen Reihen gleichen der mittleren. — Auf die Wiedergabe von Querschnittsbildern kann ich verzichten; ich will nur erwähnen, daß schon die obersten Schnitte der Reihe einen elliptischen Umriß haben. Die Initialen erscheinen in der Aufsicht meist nicht isodiametrisch, sondern etwas gestreckt; ihr Längsdurchmesser fällt mit dem des Vegetationsscheitels zusammen.

Wir wollen nun das Schicksal der Abkömmlinge der einzelnen Bildungselemente weiter verfolgen. Die äußere Tunikaschicht teilt auch späterhin ihre Zellen nur durch antikline Wände. Aus ihr geht die junge Epidermis hervor, die sich — wie gewöhnlich — als geschlossener Gewebeverband über den Stengel und die Blätter erstreckt. Sie ist also ein echtes „Dermatogen". Die zweite Tunikaschicht spaltet dagegen in einiger Entfernung vom Scheitel periklin auf. Die Grenze zwischen 2. Tunikaschicht und Korpus läßt sich ohne Schwierigkeit ein reichliches Stück weiter stengelabwärts verfolgen. Wir können feststellen, daß die großen, kubischen, plasmaarmen Zellen, die etwa an der Basis des viertjüngsten Blattes auftreten, Abkömmlinge der 2. Tunikaschicht sind. Die in der gleichen Region die Stengelmitte einnehmenden langgestreckten, plasmareichen und zartwandigen Prokambiumzellen leiten sich vom Korpus ab. In mehreren meiner Präparate verläuft die Grenze sogar bis zur Basis des 7. und 8. Blattes völlig klar. Danach entwickelt sich die Rinde aus der 2. Tunikaschicht, der Zentralzylinder aus dem Korpus. In anderen Präparaten traf ich aber an der Grenze der schlanken zentralen und der kubischen peripheren Zellen eine Zellreihe an, deren Herkunft und Weiterentwicklung schwer feststellbar ist. Da sich meine Untersuchungen in erster Linie auf die Scheitelregion selbst erstrecken sollten, liegen mir leider zu wenig Präparate vor, die auch in diesen größeren Entfernungen vom Scheitel noch völlig median sind, um mit voller Sicherheit die Entscheidung zu treffen, ob die Abkömmlinge der 2. Tunikaschicht *stets nur* die Rinde und die des Korpus *nur* den Zentralzylinder bilden. Die Wahrscheinlichkeit ist aber sehr groß, daß dem wirklich so ist und bei *Potamogeton crispus* die Grenzen von 1. Tunikaschicht, 2. Tunikaschicht und Korpus zusammenfallen mit den Grenzen zwischen Epidermis, Rinde und Zentralzylinder. *Potamogeton crispus* wäre dann also eines der wenigen Beispiele, wo die Begriffe „Dermatogen", „Periblem" und „Plerom" im alten Hansteinschen Sinne zutreffen (vgl. Korody 1937, S. 39).

C. Anlage der Laubblätter.

Die Blätter der Gattung *Potamogeton* stehen distich. In der Knospenlage zeigen aber viele Arten eine völlig unregelmäßige Divergenz, wie schon Irmisch (1858) angibt, und ich durch eigene Untersuchungen bei *P. natans* und *P. lucens* bestätigen konnte. Um nun mit Hilfe der älteren Blätter mit Sicherheit einen genauen Medianschnitt auch durch die jüngsten Anlagen zu erhalten, wählte ich *Potamogeton crispus* als Untersuchungsobjekt. Hier weisen auch die jungen Blätter in der Knospe eine Divergenz von 180° auf.

Abb. 6a—d. *Potamogeton crispus.* Anlage der Blattmittelrippe nach Fall I. Näheres im Text. Vergr. 600mal.

Die Laubblattbildung von *Potamogeton crispus* wird durch perikline Teilungen der 2. Tunikaschicht eingeleitet. Liegt nun im Längsschnitt an der Stelle, an der das neue Blatt entstehen soll, gerade *eine* Zelle, so liefert diese das Material für das Mesophyll. Nehmen dagegen *zwei* Zellen diese Stelle ein, beteiligen sie sich gemeinsam am Blattaufbau. Infolgedessen muß ich zwei Ausgangsmöglichkeiten unterscheiden, von denen eine sich wiederum in mehrere Varianten unterteilen läßt.

Fall 1: Eine Tunikazelle der zweiten Lage wölbt den Blatthöcker hervor.

Fall 2: Zwei Tunikazellen der zweiten Lage verursachen die Vorwölbung des Höckers.

a) Beide Zellen haben gleichen Anteil, ihre Trennungswand liegt in der Mitte des Höckers,

b) die untere Zelle hat die Vorherrschaft,

c) die obere Zelle hat die Vorherrschaft und die untere nur geringen Anteil.

Fall 1. Abb. 6a zeigt eine Zelle der 2. Tunikaschicht, die sich vorgewölbt und einmal periklin geteilt hat. Es schließt sich Abb. 6b unmittelbar an. Zwei weitere perikline Wände sind eingezogen, so daß eine Reihe von vier Zellen entstanden ist. Diese treibt den jungen Blatthöcker mächtig nach außen vor. Zelle 2 hat sich bereits durch eine antikline Wand geteilt. In der Abb. 6c haben sich Zelle 1 und 2 weiter

geteilt, aus 2 ist eine Vierergruppe entstanden. Zelle 4 hat durch Einziehen einer periklinen Wand ein neues Segment abgesondert. Abb. 6d läßt sich nun nicht unmittelbar anschließen. Wir bemerken aber sofort, daß auch dieses Zellnetz sich von einem Stadium ableiten muß, bei dem eine Zelle den Ausgang bildete und sich in mehrere Segmente teilte. Die Segmente, mit Ausnahme der Spitzenzelle, haben antikline[1] Wände eingezogen, und die so entstandenen Derivate haben sich — besonders

Abb. 7a—c. *Potamogeton crispus*. Anlage der Blattmittelrippe nach Fall IIa. Näheres im Text. Vergr. 600mal.

in der unteren Hälfte — stark in die Länge gestreckt. Durch stärkeres Wachstum der Unterseite hat sich der Blatthöcker aufgerichtet.

Fall 2a. Zwei Tunikazellen der 2. Schicht liegen genau auf der Spitze des sich bildenden Höckers (Abb. 7a). Sie haben sich beide vergrößert, und jede hat zwei Wände eingezogen, die von ihrer gemeinsamen Mittelwand schräg nach außen laufen. Abb. 7b zeigt einen etwas älteren Zustand. Er erinnert uns auffällig an Fall 1. Nur hat diesmal jede der beiden Zellen eine Zellreihe ausgebildet. Die obere Reihe besteht aus 5 schmalen Zellen, die flach aufeinander liegen. Die Zellen der unteren Reihe sind größer und kubisch. Hier wird also schon die spätere Aufrichtung des Primordiums durch stärkeres Streckungswachstum der unteren Zellen eingeleitet. Im nächsten Stadium (Abb. 7c) ist diese Aufrichtung bereits eingetreten, zugleich ist das Blatt bedeutend in die Länge gewachsen. Das Zellbild weist aber gegenüber dem Höcker der vorangehenden Abbildung nur ganz geringe Veränderungen auf. Die obere, akroskope Reihe besitzt nur zwei neue Wände, Zelle 1 hat sich antiklin, Zelle 3 periklin geteilt. In der basiskopen Reihe ist aus Zelle II eine Dreiergruppe entstanden, Zelle III zeigt eine antikline, Zelle IV eine perikline Wand. Die Vergrößerung der Blattanlage ist also in erster Linie auf eine Streckung der einzelnen Zellen parallel zur Längsachse des Höckers zurückzuführen. Die Aufrichtung des

[1] „Antiklin" (und später „periklin") in bezug auf die ursprüngliche Richtung der Wände im Kegel selbst.

Blattes ist hauptsächlich durch die starke Streckung und Teilung der Zellen II und IV bewirkt worden.

Fall 2b. In Abb. 8a beginnt der Blattbildungsvorgang mit einer periklinen Teilung der basiskopen und einer Schrägteilung der akroskopen Zelle der zweiten Tunikaschicht. Die obere Zelle liegt mit ihrer unteren Wand nicht genau auf dem Scheitel des sich bildenden Höckers und folgt einem viel langsameren Teilungsrhythmus. An Abb. 8a schließt sich unmittelbar Abb. 8b an. Im Stadium, das Abb. 8c zeigt, hat die basiskope Ausgangszelle eine Reihe von 4 Zellen ausgebildet, von denen

Abb. 8a—c. *Potamogeton crispus.* Anlage der Blattmittelrippe nach Fall IIb. Näheres im Text. Vergr. 600mal.

die unteren antikline Wände eingezogen haben. Die akroskope Reihe ist jetzt aus der Spitze des Höckers schon völlig abgedrängt. Die weitere Entwicklung wird nunmehr wie in Fall 1 verlaufen.

Fall 2c braucht nun kaum mehr ausführlich behandelt zu werden. Die Vorgänge bei der Anlage des Blatthöckers sind ganz analog den vorher angeführten Fällen. Wiederum wölben sich 2 Zellen der 2. Tunikaschicht vor. Diesmal zieht aber die akroskope Zelle eine Periklinalwand ein und die basiskope Zelle, die nicht an der Spitze, sondern der Flanke des Höckers liegt, eine schräge Wand. Die obere Zelle übernimmt danach die Führung, teilt sich in der uns bekannten Weise weiter und liefert das Hauptmaterial des künftigen Mittelnerven.

Das fertig ausgebildete Blatt von *Potamogeton crispus* besteht aus einem starken Mittelnerven und einer dünnen, sehr einfach gebauten Spreite. Abgesehen von einigen zarten Längs- und Quernerven sind nur *drei* Zellflächen in der Spreite ausgebildet. Zwei davon sind Epidermis, die mittlere das Mesophyll. Unsere vorangehenden Erörterungen über den Blattaufbau beziehen sich also nur auf die Entwicklung des Blattmittelnerven; denn wir verwendeten nur Medianschnittbilder. Da das junge Blatt als Wulst um den halben Vegetationskegel herumgreift, wird in diesem Stadium auch die Spreite des im erwachsenen Zustande linealisch-lanzettlichen Blattes schon angelegt. Greifen wir nun irgendwelche Schnitte neben dem medianen heraus, so können wir die Entwicklung der Blattspreite neben dem Mittelnerven verfolgen. Die Entwicklung der Nebennerven soll dabei außer acht gelassen werden. Abb. 9a

zeigt eine Zelle der 2. Tunikaschicht, die sich vorgewölbt und zwei perikline Wände eingezogen hat. Im nächsten Stadium beginnt sich der Höcker schon aufzurichten, und die Ausgangszelle ist durch vier perikline Wände in fünf Segmente geteilt (Abb. 9b). Das untere besitzt bereits eine antikline Wand. Da ja nun die erwachsene Blattspreite nur 3 Zellenlagen dick ist, ist es selbstverständlich, daß die Segmente nur immer wieder perikline Wände einziehen dürfen; antikline Aufspaltungen sind nur in den basalen Segmenten möglich. Dieser einfache Teilungsmodus wird tatsächlich beibehalten. Das zeigt uns ein älteres Stadium in Abb. 9c.

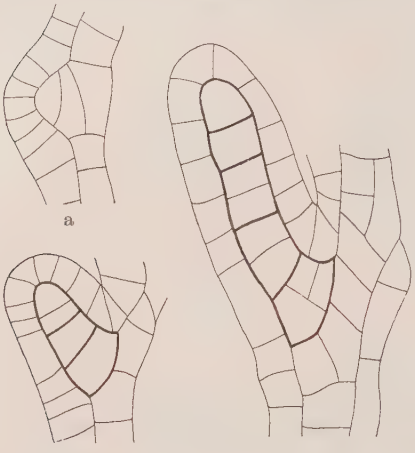

Abb. 9a—c. *Potamogeton crispus*. Anlage der Blattspreite. Vergr. 600mal.

D. Anlage der Ligularstipula.

Nicht unerwähnt sollen die häutigen „Nebenblattbildungen" — wie Gräbner (1908) sie nennt — bleiben, mit denen die Laubblätter sämtlicher *Potamogeton*-Arten versehen sind. Morphologisch liegen eingehende Untersuchungen über sie von Glück (1901) vor. Danach ist bei *Potamogeton crispus* eine freie „Axillarstipula" vorhanden. Gräbner bildet sie (Kirchner, Loew u. Schroeter, Bd. 1, S. 415, Abb. 235B) richtig ab, doch frei präpariert, so daß man den Zusammenhang mit Blatt und Achse nicht erkennen kann. Ich möchte daher ausdrücklich hervorheben, daß dieses Gebilde keineswegs in der „Achsel" des Blattes entsteht, sondern auf der Innenseite des 7. oder 8. Blattes, etwa 20 μ von der Blattanheftungsstelle entfernt, also von vornherein unzweifelhaft auf der Blattfläche. Später rückt diese Stelle (durch das Wachstum der ursprünglich 20 μ langen Zone) noch weiter von der Achsel weg, so daß in erwachsenen Blättern der Abstand 1 mm und mehr betragen kann. Das gilt aber nur für den Ansatz auf der Mittelrippe; denn die Ansatzstelle der Ligula verläuft nicht parallel zur Ansatzstelle des Blattes, sondern von der Mitte aus schräg abwärts bis zur Basis des Blattrandes. Hier geht nun das Häutchen auf die Achse über und greift von den Blatträndern aus völlig um sie herum. Doch verwachsen die freien Ränder nicht miteinander, sie pflegen sich aber zu überlappen. So entsteht eine Tüte, die auf der blattabgewandten Achsenseite offen ist. Ihre unmittelbar der Achse ansitzenden Teile sind ihrer Natur nach als Stipulargebilde anzusprechen. Die beiden Stipulae sind jedoch mit der Ligula zu einem völlig einheitlichen, dünnen Häutchen vereinigt;

das Gebilde wird also am treffendsten als *Ligularstipula* bezeichnet, ein Terminus, der von Troll (1935, S. 1267) stammt und wesentlich glücklicher gewählt ist als die älteren, für ähnliche Bildungen üblichen Namen. Diese Bildung entspricht also der von Neumann (1937) für manche Gräser, z. B. *Calamagrostis* und *Deschampsia*, festgestellten „zusammengesetzten" Ligula. Bei *P. crispus* umschließt die Ligularstipula, ähnlich einer Ochrea, die Achse und gegen die Spitze des Sprosses hin auch die Basis der jüngeren Blätter und schließlich die Endknospe. Die älteren Achselknospen sind zwischen Ligularstipel und Hauptachse eingeschlossen, wie das der Querschnitt in Abb. 10 erkennen läßt. Wir werden ähnliche Verhältnisse in Kapitel 4*D* bei *Heteranthera* wiederfinden.

Abb. 10. *Potamogeton crispus*. Querschnitt durch Muttersproß und jungen Achselsproß. *M* Muttersproß, *Bx* und *By* Laubblätter von *M*, *Sx* Ligularstipula von *Bx*, *Sy* Ligularstipula von *By*, *A* Achselsproß, V_1 und V_2 Vorblätter von *A*, B_1 erstes Laubblatt von *A*.

Die Entwicklung der Ligularstipula geht von der oberen Epidermis des Blattes aus, in der sich eine Art Scheitelkante bildet, die das zweischichtige Häutchen aufbaut. Da diese Vorgänge sich bis in Einzelheiten genau so abspielen, wie bei *Heteranthera*, wo ich sie genauer schildern werde, kann ich mich hier mit diesem kurzen Hinweis begnügen.

In älterem Zustande sieht man die Ligularstipel in der Abb. 11 b, die einen Längsschnitt durch die Achsel und Achselknospe des 11. Blattes wiedergibt. Hier ist die Ansatzstelle des ligularen Anteiles *A* auf dem Blatte *B* schon 65 μ von der Blattachsel entfernt. Die mit *a* und *a'* bezeichneten Gebilde auf der linken Seite der Abbildung sind die sich überlappenden Ränder der nächstjüngeren Ligularstipel (auf der nicht mitgezeichneten Gegenseite), die um die Hauptachse *H* herumgreift.

E. Achselknospen.

Die erste schwache Vorwölbung der Achselknospen erfolgt bei *Potamogeton* in der Achsel des 8. bzw. 9. Blattes. Da sich meine Untersuchungen in erster Linie auf den Vegetationskegel selbst erstrecken, behandle ich die Bildungen der tieferen Stengelregion nur kursorisch. Ich stellte fest, daß die Achselknospenbildung eingeleitet wird durch

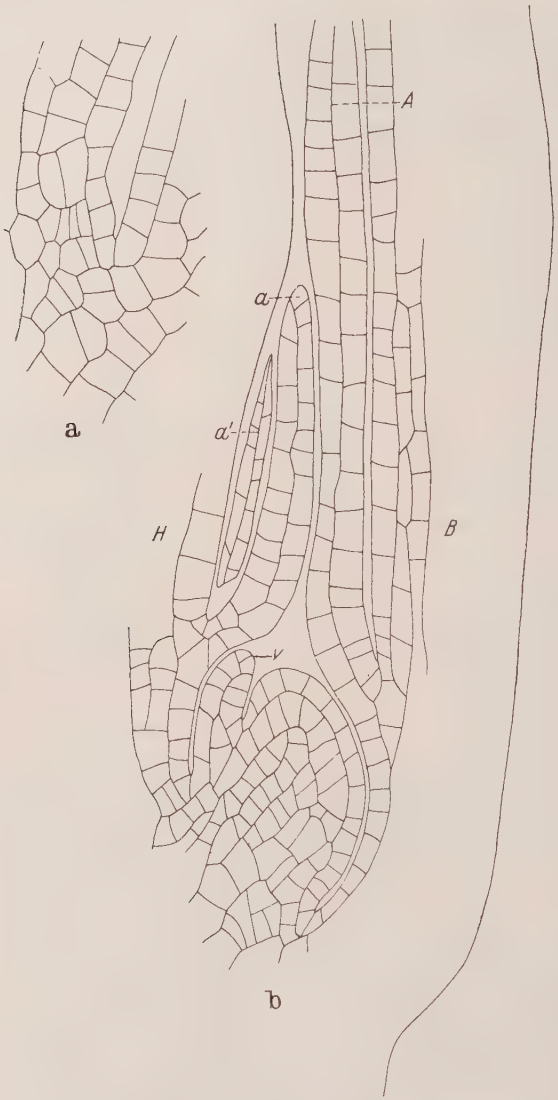

Abb. 11. *Potamogeton crispus*. a Anlage der Achselknospe, b junge Achselknospe, *H* Achse des Hauptsprosses, *A* Ligularstipula des Blattes *B*, *a* Ligularstipula des vorangehenden Blattes auf der linken Stengelseite, *a'* überlappendes Ende von *a*, *V* erstes Vorblatt der Achselknospe. Vergr. 400mal.

perikline Aufspaltungen (vgl. Abb. 11 a) der subepidermalen Zellenlage. Diese stammt selbstverständlich von der 2. Tunikaschicht ab. Es geht somit aus der 2. Tunikaschicht des Muttersprosses nicht nur die 2. Tunikaschicht, sondern auch das Korpus des Achselsprosses hervor. Daß die Bildungselemente (also die Initialen der einzelnen Tunikaschichten und die Korpusinitialen) der Achselknospen sich nicht überall von den entsprechenden Initialen des Muttersprosses herleiten müssen, hat ja schon Schmidt gezeigt. Unser Fall entspricht den von ihm für *Syringa* geschilderten Befunden (1924, S. 387).

Der junge Achselsproß gliedert zuerst ein häutiges, zweischichtiges, nur an der Basis mehrschichtiges Blättchen auf der dem Muttersproß zugewendeten Seite aus (vgl. Abb. 10 und 11 b). Ihm gegenüber wird ein 2. Vorblatt von gleicher Beschaffenheit angelegt. Erst das 3. Blatt zeigt den üblichen Laubblattcharakter. Aber nicht nur rein morphologisch unterscheiden sich diese beiden Blättchen von den später angelegten, sondern auch in der Art ihrer Entstehung. Die Spitzenzellen

ziehen eine schräge Wand ein. So entsteht — räumlich gesehen — eine Kante von zweischneidigen Initialen. Im Längsschnitt sieht man natürlich nur eine davon, die das Aussehen einer zweischneidigen Scheitelzelle hat und durch Abschneiden von Segmenten nach rechts und links den zweischichtigen Teil des Blattes aufbaut: Während bei dem typischen Laubblatt die äußere Tunikaschicht durch antikline Teilungen nur die Epidermis bildet, entsteht bei den beiden Vorblättern des Achselsprosses durch Scheitelkantenwachstum aus der 1. Tunikaschicht das ganze Blatt. Derartige dünne Blattgebilde sind also entwicklungsgeschichtlich recht interessant. Wir werden in Kapitel 4*D* noch einmal auf solche zurückkommen.

Kapitel 4.

Heteranthera dubia.

Über die Morphologie der *Pontederiaceen*-Gattung *Heteranthera* haben Hildebrand (1885), Velenovsky (1907) und Domin (1911) berichtet. Die von mir untersuchte Art *Heteranthera dubia* (Jacq.), MacMill. = *H. graminea* Vahl, die im ganzen wärmeren Amerika heimisch ist, ist in letzter Zeit von O. Schwartz (1926) untersucht worden, der die Anatomie der erwachsenen Teile beschreibt, den Bau des Vegetationspunktes aber nicht berührt. — Für unseren Zusammenhang genügt es, darauf hinzuweisen, daß der Stengel von *Heteranthera dubia* einen sympodialen Sproßaufbau zeigt und in unseren Kulturen immer unter der Wasseroberfläche hinkriecht. Die schmalen linealischen Blätter, die der Achse ohne Stiel ansitzen, stehen mit ihren Blattflächen senkrecht zur Wasseroberfläche. Die Blätter werden wie bei *Potamogeton* parallel zur Längsachse des elliptischen Kegelquerschnittes abgegliedert.

A. Der Formwechsel des Vegetationskegels.

Die Blattprimordien stehen unmittelbar am Scheitel. Wir treffen hier also auf einen beachtlichen Gegensatz zu vielen anderen submersen Wasserpflanzen wie *Potamogeton, Elodea, Hippuris, Aldrovandia,* bei denen die Blätter erst in größerer Entfernung vom Scheitelpunkt angelegt werden. Bei der Blattbildung von *Heteranthera* wird ein großer Teil des Zellmaterials der Kegelkuppe *verbraucht*; daher ist der Plastochronformwechsel des Kegels sehr ausgeprägt (vgl. Abb. 12a—f). Als Ausgangspunkt habe ich einen Kegel gewählt, der eben einen deutlichen Blatthöcker ausgegliedert hat. In Abb. 12b hat sich der Kegel selbst erst wenig geändert, während das junge Blatt mächtig in die Höhe geschossen ist. Nun beginnt der Kegel (Abb. 12c und d) seine Masse zu ergänzen, er wölbt sich hoch und wird breiter. In Abb. 12d besitzt er wieder genügend Zellmaterial, um ein neues Blatt auszugliedern. Die stärkere Wölbung[1] links oben am Scheitel in Abb. 12e ist bereits das

[1] Nicht etwa der unter dem Scheitel sichtbare Höcker S_1, der zur später zu besprechenden Ligularstipel des nächstälteren Blattes gehört.

erste äußere Zeichen für die Anlage eines neuen Blattes, wie man aus dem — hier nicht wiedergegebenen — Zellnetz mit Sicherheit erkennen kann. Das junge Blatt wird so dicht am Scheitel ausgegliedert, daß die Kegelhöhe kaum von seiner Achsel aus gemessen werden kann. Wie Abb. 12a zeigt, wurde daher die Basislinie *b* von der oberen Ansatzstelle des vorletzten Blattes aus gezogen und senkrecht dazu bis zum Scheitelpunkt die Höhe *h* gemessen.

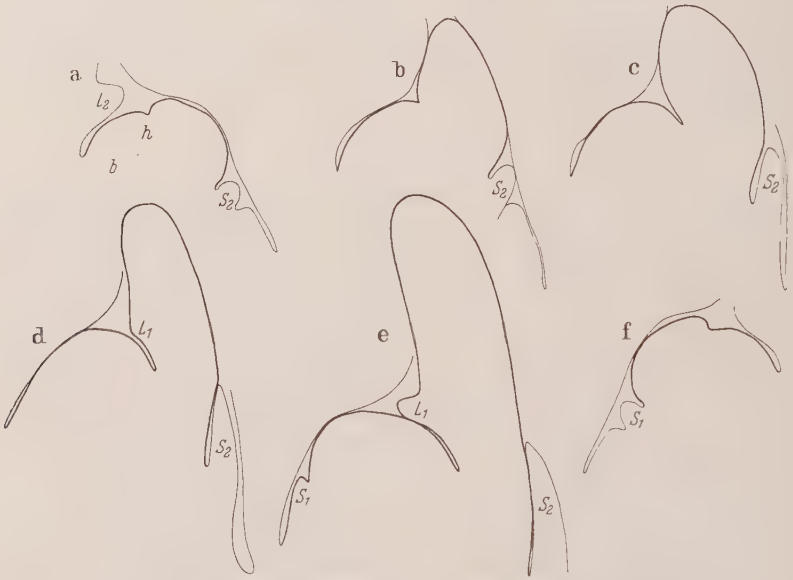

Abb. 12a—f. *Heteranthera dubia*. Stadien eines Plastochrons. Kegelhöhe *h* in a = 38, in b = 42, in c = 45, in d = 66 und in e = 69 μ. L_1 und S_1 Ligular- und Stipularteil der Ligularstipula des ersten, L_2 und S_2 des zweiten Blattes. Vergr. 240mal.

Das Volumen des Vegetationskegels ist aber nicht nur von dem jeweiligen Plastochronstadium abhängig, sondern auch von der Jahreszeit. So zeigten die im November und Februar, also im Winter fixierten Kegel meist bedeutend geringere Höhen- und Breitenmaße, als die Kegel der Abb. 12, die zum größten Teil im April und Juni fixiert wurden.

B. Das Zellnetz des Vegetationskegels.

Die Mehrzahl medianer Längsschnitte erweckt den Eindruck, daß bei *Heteranthera dubia* das Korpus von 2 Tunikaschichten umgeben wird (Abb. 13). Dadurch, daß unter den zwei Lagen das Zellmaterial in Längsreihen angeordnet ist, könnte man in der Ansicht bestärkt werden, daß im ganzen drei Stockwerke von Initialen vorhanden sind. Dazu kommt, daß die durch tiefere Färbung ausgezeichneten Wände, die die zweite Lage häufig gegen die Zellreihen abschließen, nicht für einen unmittelbaren Zusammenhang mit diesen sprechen. Die Zustände,

wie wir sie in Abb. 13 sehen, können aber nicht von Dauer sein. Dagegen spricht schon die auffallende Länge der Initialzellen der zweiten Lage. Die Zellen der ersten Lage sind annähernd kubisch und ergeben als Mittelwert für die antiklinen Wände eine Länge von etwa 10 μ und eine Länge von 8 μ für die Periklinalwände. Bei den Zellen der zweiten Lage stehen dagegen den Periklinalwänden von ebenfalls durchschnittlich 8 μ Länge Antiklinalwände von durchschnittlich 15 μ Länge gegenüber. Früher oder später spalten die Initialen der zweiten Lage tatsächlich periklin auf, wie Abb. 14 zeigt. Nach erfolgter perikliner Teilung ziehen

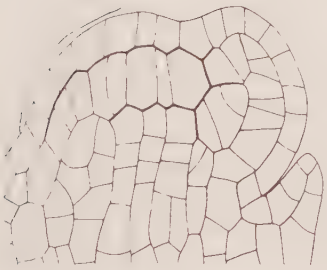

Abb. 13.

Abb. 14.

Abb. 13 und 14. *Heteranthera dubia.* Medianschnitte durch den Vegetationskegel. Näheres im Text. Vergr. 480mal.

die Initialen aber eine Zeitlang ausschließlich antikline Wände ein — wie so häufig in ähnlichen Fällen. Ihre Periklinabkömmlinge wachsen dagegen zu den bereits in Abb. 13 erwähnten Zellketten heran. Die Zellketten sind also Abkömmlinge der darüberliegenden Initialzellen; auch dann, wenn die zwischen ihnen liegende Zellwand dick erscheint. Diese ältere, tiefer gefärbte Wand besagt ja nur, daß die perikline Teilung der Initialzellen der zweiten Lage schon geraume Zeit zurückliegt, und die oberen Abkömmlinge der ursprünglichen Initialen sich eine Zeitlang nur antiklin geteilt haben.

Der Vegetationskegel von *H. dubia* baut sich also aus einer einschichtigen Tunika auf und einem Korpus, das meist aus Zellreihen besteht und häufig von einer geschlossenen Zellenlage überkappt wird.

C. Die Entwicklung der Blätter.

Bei *Heteranthera* mit nur einer Tunikaschicht beteiligen sich in der Hauptsache Korpusderivate an der Blattbildung, während die Tunikaschicht selbst lediglich die Epidermis aus sich hervorgehen läßt. Als erstes Anzeichen für die Entstehung eines Blattes treten in der äußersten

Zellenlage des Korpus perikline Wände auf, die Blattanlage wird als schwache Wölbung sichtbar. Abb. 15a zeigt ein solches Stadium. Die mittlere Reihe *b* nimmt eine bevorzugte Lage ein. Ihre Außenzelle hat bereits eine antikline Wand angelegt. In Abb. 15b stößt das Blatt als kleiner Höcker fast senkrecht aus dem flachen Vegetationskegel hervor. Den Gruppen *a*, *b* und *c* entsprechende Zellkomplexe sind leicht wiederzuerkennen, wenn diese Abbildung sich auch nicht unmittelbar an das vorangehende Zellnetz anschließen läßt. Die Zellen *b* und *c* sind nur einmal periklin geteilt worden, und Zelle *a* hat diesmal eine schräge Wand eingezogen. Das Emporwachsen des Höckers ist bedingt durch die *b*- und *c*-Gruppe, die sich hauptsächlich in vertikaler Richtung gestreckt und entsprechend geteilt haben. Die beiden an der Höckerspitze liegenden Zellen will ich mit b_1 und b_2 bezeichnen. In Abb. 15c ist der Blatthöcker bedeutend größer geworden. Er verdankt seine Ausbildung den Zellen b_1 und b_2 von Abb. 15b, während sich die anderen Abkömmlinge der ursprünglichen Zelle *b* kaum weiter geteilt haben. Auch Gruppe *a* liegt wenig verändert am Übergang vom Blatt zum Scheitel. Ein weiteres Stadium ist in Abb. 15d dargestellt. Die mit b_1 und b_2 bezeichneten Zellkomplexe entsprechen sich offensichtlich, wenn sie sich auch nicht völlig gleichartig geteilt haben. Gruppe *a* bildet wiederum den Übergang vom Scheitelteil zum Blatt. Eine genaue Verfolgung des weiteren Schicksals der *a*- und *b*-Gruppen war nicht möglich, da in der Blattmediane durch die Bildung eines Prokambiumstranges die Analyse des Zellnetzes sehr erschwert wird.

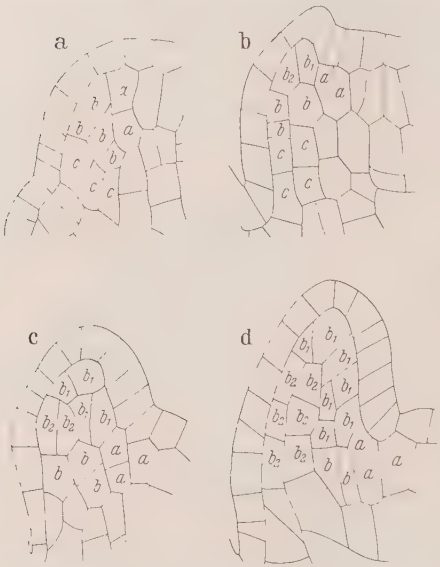

Abb. 15a—d. *Heteranthera dubia*. Medianschnitte durch junge Blattanlagen. Erklärung im Text. Vergr. 480mal.

Die Entwicklung der eigentlichen Blattlamina, die außerhalb der Zone des medianen Gefäßbündels erfolgt, konnte aber recht gut weiter beobachtet werden. So einen der Medianzone benachbarten Schnitt stellt Abb. 16 dar. Das zweitjüngste Blatt b_2 zeigt unter der Epidermis 3 Zellreihen. Durch ein etwa im gleichen Entwicklungsstadium stehendes Blatt habe ich außerdem einen Querschnitt abgebildet (Abb. 17). Auch hier sind die 3 Zellenlagen des Mesophylls klar erkennbar. In Blatt b_3 der Abb. 16 besitzen die Zellen der Epidermis und der

anschließenden Zellenlage dieselbe Gestalt, die sie auf früheren Entwicklungsstufen zeigten. Sie haben sich durch zahlreiche horizontale, in bezug auf die Blattachse antikline Wände geteilt. Die Zentralreihe hat ihre Zellen dagegen mächtig in die Breite gestreckt und sie durch perikline Wände in 2 oder 4 neue Zellen aufgespalten. Diese Wachstumsverhältnisse bewirken nun die Entstehung von spaltenförmigen Interzellularen zwischen den Zellplatten der Zentralreihe. Blatt b_4 zeigt einen weiteren Entwicklungszustand. Durch lebhaftes Wachstum der Epidermis und der anschließenden Zellenlage, verbunden mit antiklinen Teilungen, sind die Querketten der ursprünglichen Zentralreihe noch weiter auseinandergerückt. Es ist ein typisches Aërenchym entstanden, also Lakunen, von Diaphragmen getrennt. Da die Diaphragmen an der Blattbasis bedeutend näher stehen als die mehr in der Blattmitte und Spitze gelegenen, folgt daraus, daß die Streckung des Blattes vorläufig an der Basis am schwachsten ist. Diaphragmen werden auch parallel zur Zeichenebene angelegt. Es wächst dann eine Querkette der Zentralreihe in demselben Rhythmus wie die epidermalen Zellen. In der Mitte von Blatt b_4 ist eine solche einschichtige Zellfläche gerade getroffen.

Abb. 16. *Heteranthera dubia.* Blattspreitenentwicklung. b_1—b_4 Laubblätter, l_2—l_4 die zugehörigen eigentlichen Ligularteile, s_2—s_4 die zugehörigen Scheidenteile (Stipularteile). Näheres im Text. Vergr. 133mal.

Abb. 17. *Heteranthera dubia.* Querschnitt durch ein junges Blatt im Entwicklungsstadium von b_2 der Abb. 16. Vergr. 300mal.

Die von mir untersuchten erwachsenen Blätter zeigten gegenüber den von Schwartz beschriebenen einige Abweichungen. Wahrscheinlich beruhen diese Unterschiede darauf, daß Schwartz seine Beob-

achtungen an Blättern anstellte, die über die Wasseroberfläche emporragten, während von mir ausschließlich im Wasser flottierende Pflanzen untersucht wurden. So habe ich, wie das bei untergetauchten Blättern verständlich ist, in der Epidermis keine Spaltöffnungen gefunden. Die Epidermiszellen selbst sind reich an Chlorophyll. Das Mesophyll ist nur mangelhaft differenziert. Es besteht aus den in einer Reihe liegenden Luftkanälen, die von einer einzigen Schicht ziemlich gleichförmigen Parenchymgewebes umgeben sind. Der Chlorophyllgehalt des Parenchyms ist ziemlich spärlich.

D. Bau und Entwicklung der Ligularstipel.

Bemerkenswert sind an den Blättern von *H. dubia* die Ligularbildungen. Hildebrand (1885) erwähnt sie bei *H. zosterifolia*. Genauer geht Domin (1911) auf die Nebenblattverhältnisse bei dieser Art ein. Schließlich behandelt noch Velenovsky (1907) Ligularbildungen bei einer unbestimmten Art dieser Gattung.

Abb. 18. *Heteranthera dubia*. Ligularstipula. Vgl. Text.

Abb. 18 zeigt, wie das Gebilde bei unserer Art aussieht. Man erkennt auf den ersten Blick, daß es sich um eine typische Ligularstipel handelt, die uns ja schon bei *Potamogeton*, dort in etwas anderer Ausprägung, begegnete. Hier ist nicht nur der mittlere, auf der Spreitenfläche sitzende, liguläre Teil mit den beiden Stipeln verwachsen, die hier deutlich dem Blattrande seitlich ansitzen, sondern die Stipeln verwachsen, wenigstens am Grunde, miteinander auf der anderen Seite der Achse, die sie also wie eine Scheide umgreifen. Das ganze häutige und durchscheinende Gebilde ist bis auf die Nerven nur 2 Zellenlagen dick. Die Zellen selbst sind zartwandig und chlorophyllfrei. Hin und wieder ist der Zellsaft braun gefärbt. In der blassen Tüte sind im ganzen 4 grüne Nerven ausgebildet. Wie wir sehen, begrenzen 2 davon den Ligularteil, 2 schwächere durchziehen die Stipularteile. Die Nerven bestehen aus einem Gefäß mit schraubiger Verdickung, das links und rechts von langen Parenchymzellen begleitet wird. An diese schließen sich chlorophyllhaltige Zellen an, von denen einige Anthocyan führen. Die 4 grünen Nerven werden untereinander durch dünne Tracheidenstränge verbunden, die nicht von chlorophyllhaltigen Zellen begleitet werden. Diese zarten Stränge sind in der Abb. 18 weggelassen.

Über die Ontogenie von Ligularbildungen ist bisher nur wenig bekannt. Soweit ich sehe, liegen nur von Bugnon (1921) und Neumann (1935) Angaben für die *Gramineen* vor. Dazu kommt noch eine *Liliacee*, *Allium porrum*, die von Rüdiger (1939) untersucht wurde, der am gleichen Ort und zu gleicher Zeit arbeitete wie ich. Um so erwünschter

wird den Morphologen die Kenntnis eines weiteren Beispieles sein. — Bei *H. dubia* finden wir die ersten Anzeichen für die Anlage der Ligularstipel gegen Ende des Plastochrons, in welchem das junge Blatt angelegt wird (Abb. 12d). Nur wenig später (Abb. 12e) entsteht an der dem Blatthöcker gegenüberliegenden freien Kegelflanke die erste Andeutung der „Scheide", also an der Stelle der kongenitalen Verwachsung der blattabgewandten Stipelränder. Das gleiche ist in Abb. 16 zu erkennen. Blatt b_1 ist noch zu jung; bei Blatt b_2 macht sich aber der schräge Ringwulst schon als deutlicher Höcker in l_2 bemerkbar, und auf der anderen Seite in s_2. Ebenso entspricht dem Blatt b_3 die „Ligula" l_3 und die „Scheide" s_3 usw. Wir verstehen nun auch den Querschnitt von Abb. 19. Er ist in Höhe des Scheitelteiles K ausgeführt. Blatt b_1 ist zu jung, als daß die Ligula im Querschnitt sichtbar werden könnte, Blatt b_2 zeigt sie bereits, Blatt b_3 und b_4 sind so getroffen, daß die Ligula und die Stipelenden sichtbar sind, und Blatt b_5 endlich in der Zone, in der nur noch der geschlossene scheidige Stipularteil vorhanden ist.

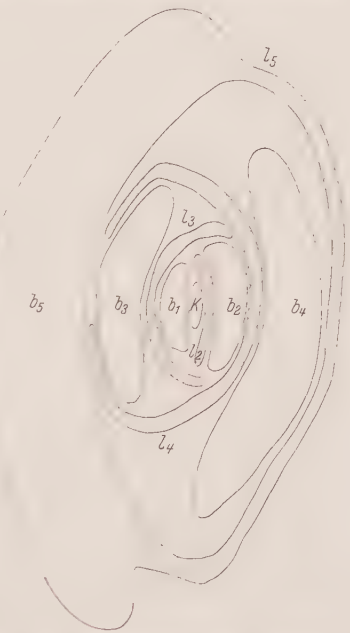

Abb. 19. *Heteranthera dubia*. Knospenquerschnitt. k freier Kegelteil, b_1—b_5 Laubblätter, l_2 l_5 die zugehörigen Ligularstipulae, in verschiedenen Ebenen getroffen. Vergr. 100mal.

An der Ausbildung der Ligula beteiligt sich nur eine Horizontalreihe von Epidermiszellen. Da die Entwicklung des ganzen Ringwulstes gleichartig verläuft, beschränke ich meine Beschreibung auf den mittleren ligularen Anteil. In Abb. 20a sehen wir eine deutliche Vorwölbung auf der Innenseite des Blattes. Eine Epidermiszelle hat sich stark gestreckt und eine schiefe Wand a eingezogen. So ist an der Höckerspitze eine Zelle entstanden, die die Form einer zweischneidigen Scheitelzelle besitzt. Daß es sich hier tatsächlich um scheitelzellähnliche Initialen und nicht um eine nur zufällige Konfiguration handelt, werden die folgenden Bilder beweisen. Ich vermeide mit voller Absicht den Ausdruck „Scheitelzelle", der sich bei der Betrachtung der Abb. 20 aufdrängt; denn von einer Scheitelzelle sollte man nur sprechen, wenn es sich um eine einzige ihrer Art handelt. Hier sind es aber zahlreiche gleichwertige Zellen, die sich als schräge ringförmige „Scheitelkante" von der Innenseite des jüngsten Blattprimordiums aus um den ganzen Kegel herumziehen. — In Abb. 20b hat die Initialzelle auf Wand a eine schräge Wand b ein-

gezogen und damit ein zweites Segment abgesondert. Und ganz wie zu erwarten, wird in Abb. 20c Wand *c* parallel über Wand *a* angelegt, so daß Segment 3 über Segment 1 fällt. Selbstverständlich ziehen die Segmente auch ihrerseits Wände ein und tragen so sehr wesentlich zum Längenwachstum der Ligula bei. Gleichzeitig werden damit aber die scharfen Grenzen der Segmente verwischt. Dazu kommt, daß auch die Wandrichtungen, die ursprünglich fast senkrecht aufeinander standen, allmählich ausgeglichen werden. So finden sich schließlich 2 Zellreihen nebeneinander (Abb. 20d), denen man ihre Herkunft ohne weiteres nicht ansehen kann, wenn auch an ihrer Spitze noch eine typische scheitelzellähnliche Initiale liegt. — Genau wie im eigentlichen Ligularteil geht auch die Entwicklung im Stipularteil des Gebildes vor sich[1].

Abb. 20a—d. *Heteranthera dubia.* Entwicklungsstadien der Ligula. Erklärung im Text. Vergr. 600mal.

Auch bei den *Gramineen* ist nach Neumann (1937) die Ligula eine rein epidermale Bildung. Dennoch liegt hier keine völlige Parallele vor. Denn bei den Gramineen, soweit sie untersucht sind, ist von einer Scheitelkante nichts zu spüren. Vielmehr wird die Ligula aus *mehreren* übereinanderliegenden Zellreihen der Epidermis in ähnlicher Weise angelegt wie das Laubblatt, während bei *Heteranthera* zwischen Laubblatt- und Ligula-Anlage ein grundlegender Unterschied festzustellen ist. — Wiederum anders verhält sich die Ligula bei *Allium porrum*, wo nach Rüdiger (1939) außer der Epidermis auch die darauffolgende Lage an der Anlage beteiligt ist. Es scheint also bei den Ligularbildungen die gleiche Mannigfaltigkeit in der Anlage zu herrschen, wie bei den Laubblättern selbst.

[1] Die Ligularstipula von *Potamogeton* (vgl. S. 458/9) entwickelt sich in der gleichen Weise wie bei *Heteranthera*. Ebenso wachsen die dünnen Vorblätter bei *P.* mit einer Scheitelkante (vgl. S. 461).

Kapitel 5.
Typha angustifolia.

A. Hauptknospen, Seitenknospen, Kraftknospen und ihre Vegetationskegel.

Der morphologische Aufbau der Rhizome von *Typha angustifolia* ist von Loew im Anschluß an Warming genau geschildert worden. Ich kann also auf seine Ausführungen (1908, S. 353f., Abb. 190) verweisen und hebe daraus nur folgendes hervor. Die Rhizome sind mit zweizeilig gestellten Niederblattschuppen besetzt. Haben sie 10—12 etwa 8 cm lange Internodien gebildet, so biegen sie sich vertikal auf und gliedern eine kräftige, distiche Blattrosette aus. Die Achse bleibt in diesem Teil zunächst gestaucht.

Abb. 21. *Typha angustifolia.* Übersichtsbild einer Hauptknospe. Die eingezeichneten Linien geben die Richtung der Zellreihen unter der Basis der jungen Blätter an. Vergr. 40mal.

Die Knospe, die in der Mitte der Rosette liegt und immer weitere Laubblätter ausbildet, will ich Hauptknospe nennen.

Dort, wo der Sproß in die lotrechte Lage umbiegt, wird eine Knospe angelegt, die Loew als Kraftknospe bezeichnet. Sie setzt das horizontal kriechende Rhizom fort. Die Rhizome stellen also ein Sympodium dar. Die Verzweigung der Rhizome ist spärlich. Sie erfolgt dadurch, daß hin und wieder nicht eine, sondern zwei oder drei Kraftknospen das Weiterwachstum des Rhizoms übernehmen. An der Umbiegungsstelle gelangen häufig noch andere Knospen zur Ausbildung, die kurz nach aufwärts wachsende Seitensprosse mit einer Laubblattrosette liefern. Diese Knospen bezeichne ich als Seitenknospen. In den Achseln der Laubblätter findet man ferner kleine Knospen, die meist verkümmern. — Meine Untersuchungen erstrecken sich zum größten Teil auf Hauptknospen, es wurden aber auch Seiten- und Kraftknospen in dieselben einbezogen. Seiten- und Hauptknospen verhalten sich grundsätzlich gleich. Die Kraftknospen weichen dadurch ab, daß sie nur Niederblätter tragen und ihre Internodien sich strecken. Diese Unterschiede äußern sich auch im anatomischen Aufbau ihres Vegetationskegels.

Das Übersichtsbild der Abb. 21 stellt einen medianen Längsschnitt durch eine Hauptknospe von *Typha* dar. Der große Unterschied zu den beiden bereits geschilderten Pflanzen fällt sofort ins Auge. Die

Blattansätze liegen hier nämlich alle *neben*einander (nicht übereinander wie in den anderen Pflanzen). Die Achse hat also dicht unter dem Vegetationskegel schon eine ganz beachtliche Dicke erreicht. Der Vegetationspunkt selbst besitzt einen typischen Plastochronformwechsel, was uns nicht weiter verwundert, da der Blatthöcker in geringer Entfernung vom Scheitelpunkt angelegt wird, und so ein großer Teil des Kegelgewebes im jungen Blatt aufgeht. Die Abb. 22a—f zeigen einige Stadien des Plastochrons. In Abb. 22a macht sich das junge Blatt als schwache Wölbung über der Kegelperipherie bemerkbar. In Abb. 22b ist ein deutlicher Höcker entstanden. Im Laufe der Weiterentwicklung stößt der Höcker schräg nach innen vor (Abb. 22c). Im nächsten Stadium — Abbildung 22d — hat sich der Kegel stark aufgewölbt, während er vorher einen allmählichen, gleichmäßigen Zuwachs zeigte. Gleichzeitig erfährt die dem Blatt gegenüberliegende Kegelflanke eine Streckung. Ähnliche Verhältnisse zeigt Abb. 22e; der Kegel ist nur wenig höher und breiter geworden, dagegen hat der Blatthöcker einen erheblichen Zuwachs erfahren. An dieses Stadium schließt sich wieder unser Ausgangszustand, allerdings spiegelbildlich, an (Abb. 22f). Auf der langgestreckten Kegelflanke beginnt die Blattbildung.

Abb. 22a—f. *Typha angustifolia*. Plastochronformwechsel eines Hauptknospenkegels. (Die einzelnen Kegel sind so angeordnet, daß ihre Scheitelpunkte genau senkrecht untereinander liegen.) Vergr. 240mal.

Mediane Längsschnittbilder durch den Vegetationskegel von Seitenknospen zeigen keinerlei grundsätzliche Abweichungen gegenüber den Verhältnissen am Hauptknospenkegel. Ich kann daher darauf verzichten, einen solchen Sproßvegetationspunkt abzubilden.

Dagegen zeichnen sich die Scheitel der Kraftknospen (Abb. 23a und b) durch eine andere Gestalt aus. Sie sind, mit denen der Hauptknospen verglichen, als sehr steil zu bezeichnen. Die Blatthöcker entwickeln

sich in viel größerer Entfernung vom Scheitelpunkt. Die Blattanlagen selbst bleiben kleiner und schmächtiger. Alle diese Abweichungen sind uns leicht verständlich, wenn wir daran denken, daß nur Niederblattschüppchen gebildet werden, aber lange, gestreckte Internodien. Abgesehen von diesen Abweichungen vollzieht sich der Plastochronformwechsel ähnlich dem in Abb. 22 dargestellten. Um das Volumen der Scheitelteile von Haupt- und Kraftknospen bequem vergleichen zu können, habe ich in nachstehender Tabelle die Höhen- und Breitenwerte zusammengestellt. Die Breite wurde in der Achsel des jüngsten Blattes gemessen, senkrecht dazu die Höhe.

Abb. 23 a und b. *Typha angustifolia.* Stadien aus dem Plastochron eines Kraftknospenkegels. Vergr. 240mal.

Bei Durchmusterung der Präparate treten uns bisweilen Zellnetze entgegen, die auf den ersten Blick einen besonders klaren und übersichtlichen Bau, wie in Abb. 24, zu haben scheinen. Die Mitte des Kegels wird von leicht divergierenden Längsreihen eingenommen, die basalwärts sehr rasch in den differenzierten Zustand von Parenchymzellen übergehen. Diese Längsreihen werden von einem aus mehreren Zellenlagen bestehenden Mantel überkappt. Es wäre aber sehr übereilt, diese 4—6 Mantellagen nun etwa unbesehen als Tunikaschichten anzusprechen, wie solches freilich bisweilen immer noch geschieht! (Vgl. Rüdiger 1939, S. 417.) Wir müssen vielmehr vorerst versuchen, etwas über die entwicklungsgeschichtliche Herkunft dieser Strukturen zu erfahren, d. h. feststellen, wieviel Initialstockwerke überhaupt vorhanden sind. Man sieht sehr häufig, daß die Zellen der 3. Lage — auch im Mittelteil! — periklin aufgespalten sind. Also kann die 3. Lage nicht mehr zur Tunika gehören! Aber auch in der 2. Lage finden sich perikline Wände, wie dies Abb. 25 zeigt. Sie treten hier

Tabelle 1.

Abb.	Kegelhöhe μ	Kegelbreite μ	Objekt-Nr.	
22a	10	64	29	Hauptkegel
22b	18	80	26	
22c	21	90	4,6	
22d	32	105	31	
22e	32	115	3,2	
23a	29	80	43	Kraftkegel
—	32	80	52	
23b	42	85	41	
—	45	106	48,2	

freilich etwas seltener auf als in der 3. Lage. Ich habe sie aber immerhin in 12% meiner Präparate angetroffen. Nur die äußerste Lage teilt sich lediglich durch antikline Wände. Sie allein ist daher als Tunika anzusprechen. Die unter ihr so schön angeordneten Zellen bilden nur *Zellenlagen von vorübergehender Dauer* und gehören zum Korpus. Ihre Bildung ist uns leicht verständlich, wenn wir daran denken, daß nach Ausgliederung eines Blattes der Vegetationskegel sich hauptsächlich in

Abb. 24.

Abb. 25.

Abb. 24 und 25. *Typha angustifolia.* Mediane Längsschnitte durch Hauptknospenkegel. Näheres im Text. Vergr. 300mal. Die Umrißskizze zu Abb. 25. Vergr. 150mal.

der *Breite* ergänzen muß, um seine alte Ausdehnung wiederzugewinnen. Diesem Wachstum folgen die Zellen durch Streckung in perikliner Richtung und Einziehen hauptsächlich antikliner Wände.

B. Primäres Dickenwachstum.

Wie schon früher erwähnt, liegen die Blattansätze der Hauptknospen von *Typha* annähernd in einer horizontalen Ebene. Die Sproßachse erreicht fast in gleicher Höhe mit dem Scheitel ihre endgültige Breite. Uns interessiert nun die Frage, durch welche Wachstumsverhältnisse und Differenzierungsvorgänge dieser Zustand bewirkt wird. Es genügt nicht allein, daß die Streckung der Internodien unterbleibt, es muß vielmehr auch in geringer Entfernung vom Scheitel ein aktives Dickenwachstum stattfinden.

Bei *Typha* (Abb. 21, 24, 25) fallen zunächst die zentralen Zellreihen auf. Ihre Zellen zeigen basalwärts ein vorwiegendes Breitenwachstum, und damit wird der Durchmesser des ganzen Vegetationskegels vergrößert. Die auf diese Art und Weise vollzogene Achsenverstärkung ist allerdings nur gering. Es lassen sich aber auch Zellreihen feststellen, die in annähernd antikliner Richtung zu den Blattbasen hin verlaufen. Da sie fast ausschließlich *perikline* Wände einziehen, entsteht unter den Blättern eine Meristemzone, die im Aussehen an ein

Kambium erinnert. In Abb. 21 habe ich die Meristemzone (ähnlich wie Helm) schematisch eingezeichnet; dabei entspricht jedem Zellenzug eine Linie. Die Meristemzone nimmt ihren Ursprung unmittelbar unter den jüngsten Blattanlagen. Ihre ersten Anfänge sind in Abb. 24 rechts schön zu sehen. Die in antikliner Richtung vorstoßenden Zellreihen sind hier durch Pfeile bezeichnet. Ein späteres Stadium ist in Abb. 26 zu erkennen, die eine Vergrößerung des in Abb. 21 umgrenzten

Abb. 26. *Typha angustifolia*. Antiklinal gegen die Blattbasis gerichtete Zellzüge. An den gestrichelten Bezirken Procambiumstränge, deren einzelne Zellen nicht gezeichnet sind. Diese Abbildung entspricht dem punktierten Rechteck von Abb. 21. Vergr. 300mal.

Vierecks darstellt. Aus den Anfängen der Abb. 24 haben sich lange, schräg nach oben gerichtete Zellreihen entwickelt, die die älteren Blattanlagen so weit emporheben, daß sie schließlich alle in einer Ebene angeordnet sind.

Strasburger (1906) fand bei der Palme *Washingtonia filifera* ganz entsprechende Verhältnisse. Er schreibt: „In der Insertionshöhe der jüngsten Blattanlage stellt sich ganz unvermittelt eine Teilung durch Periklinen[1] in allen Zellschichten des Periblems und Pleroms ein... Die Teilungen sind so ergiebig, daß sie zu einer Erhebung des Gewebes im Umkreis des Vegetationskegels führen." Helm, der sich 1936 mit dem Erstarkungswachstum der Palmen und einiger anderer Monokotylen beschäftigte, glaubt für die Palme *Livistona chinensis* eine andere Entstehungsart annehmen zu müssen, nämlich ein Umbiegen der ursprünglichen *periklinen Zellreihen* nach außen, was nicht gerade wahrscheinlich ist und durch seine Abbildung nicht genügend gestützt wird. Dagegen findet er für *Crinum Moorei* und *Galanthus nivalis* dieselbe Entstehungsart der Meristemzone, wie ich sie für *Typha* feststellte. Zu dem gleichen Ergebnis ist auch Rüdiger (1939) bei *Allium porrum* und bei *Iris germanica* gelangt.

[1] Gemeint sind perikline *Wände*. Dadurch entstehen *Zellreihen*, deren Richtung schräg nach oben, d. h. *antiklin* verläuft.

C. Die Anlage der Blätter.

Das junge Blatt entsteht auch bei *Typha* an den Längsseiten des im Querschnitt ovalen Kegels. Es verdankt seinen Ursprung einer Gruppe von Zellen der 3. Lage, die sich vorwiegend periklin geteilt haben und so die erste schwache Vorwölbung der Blattanlage bedingen (Abb. 27a). Nun beginnen sich auch die darüberliegenden Zellen der 2. Lage periklin

Abb. 27a—d. *Typha angustifolia*. Jüngste Blattanlagen. Vgl. Text. Vergr. 540mal.

zu teilen (Abb. 27b). Und diese Zellen der 2. Lage stoßen durch starke Streckung und weitere Teilung den Blatthöcker empor (Abb. 27c). In Abb. 27d ist er nicht nur länger geworden, sondern vor allem beträchtlich breiter. Die Unregelmäßigkeit des Zellnetzes sowie die schon in diesem Stadium beginnende Differenzierung eines Prokambiumstranges in der Mitte des Blattes machen es fast unmöglich, genaue Grenzen für die Beteiligung der 2. und 3. Lage am weiteren Blattaufbau anzugeben. So konnte ich in Abb. 27d die genaue Grenze (punktiert) nur bis zur Prokambiumanlage verfolgen. Sicher wird zum mindesten der Spitzenteil des erwachsenen Blattes nur von den Abkömmlingen der 2. Lage aufgebaut — abgesehen natürlich von der Epidermis. Doch ist es sehr wohl möglich, daß auch Abkömmlinge der 3. Lage als zentraler Zapfen noch

ziemlich weit in die Blattbasis vorgeschoben werden. Da die 2. und 3. Lage auf dieselben Initialen des Urmeristems zurückgehen, ist hier eine klare Entscheidung jedoch von geringem Belang, so daß ich glaubte, auf die hier sehr mühsame genauere Prüfung verzichten zu dürfen.

Zusammenfassung.

I.

Der *Vegetationskegel* von *Potamogeton crispus* schließt sich in seiner Gestalt dem der bekannten Wasserpflanzen *Elodea* und *Hippuris* an. Er ist schlank und gliedert seine Blätter in größerer Entfernung vom Scheitelpunkt aus. Er wird von einer zweischichtigen Tunika und einem Korpus aufgebaut, das auf Schnitten in der Medianebene der Blätter meist eine Zentralreihe und eine sie überkappende Zellenlage erkennen läßt. Aus der 1. Tunikaschicht geht die Epidermis hervor, die 2. Tunikaschicht liefert die ganze Rinde, das Korpus den Zentralzylinder. *Potamogeton* ist also eine der wenigen Pflanzen, für die die Begriffe Periblem und Plerom im ursprünglichen Hanstein'schen Sinne zutreffen.

Das *Laubblatt* ist eine Bildung der beiden Tunikaschichten. Aus der äußeren entwickelt sich die Epidermis, aus der inneren das gesamte Blattmesophyll und das Leitbündelsystem.

Das früher meist als *Axillarstipula* bezeichnete häutige Gebilde entsteht nicht in der Achsel, sondern auf der Innenseite des zugehörigen Blattes, entspricht also in seinem mittleren Teil einer Ligula. Diese ist seitlich mit stipularen Bildungen zu einer einheitlichen, offenen Tüte kongenital verwachsen. Es handelt sich also um eine typische *Ligularstipel*. Sie bildet sich aus Epidermiszellen und wächst mit einer Scheitelkante, deren einzelne Initialen sich genau so teilen, wie eine zweischneidige Scheitelzelle.

Der *Achselsproß* wird aus den beiden Tunikaschichten gebildet. Die Initialen der 1. Tunikaschicht der Achselknospe leiten sich, wie üblich, aus der entsprechenden Schicht des Muttersprosses ab. Die Initialen der 2. Tunikaschicht und die Initialen des Korpus der Achselknospe gehen dagegen gemeinsam auf Zellen der 2. Tunikaschicht des Muttersprosses zurück, die sich vor der Bildung der Knospe periklin geteilt haben. Der sekundäre Vegetationspunkt bildet zunächst 2 Vorblätter, die nur 2 Zellen dick sind. Sie entstehen aus der 1. Tunikaschicht und wachsen wie die Ligularstipula mit einer Scheitelkante aus zweischneidigen Initialzellen.

II.

Die Pontederiacee *Heteranthera dubia* besitzt einen flachen Scheitel, der einen ausgesprochenen Plastochronformwechsel aufweist. Zwei übereinanderliegende Stockwerke von Initialen sind vorhanden. Das äußere

liefert die Tunika, das innere das Korpus. Dieses bildet häufig eine Außenlage, unter der das übrige Zellmaterial in Längsketten angeordnet ist.

An der *Blattbildung* beteiligen sich in der Hauptsache Korpusabkömmlinge, die Tunikaschicht liefert nur die Epidermis. Im Spreitenteil der jungen Blattanlage entwickelt sich ein sehr regelmäßig gebautes Aërenchym.

Auch bei *H. dubia* ist eine typische *Ligularstipel* entwickelt, die eine nur 2 Zellen dicke, unten verwachsene, oben offene, häutige Tüte bildet. Wie bei *Potamogeton* wächst dies Gebilde mit einer Scheitelkante, deren Initialen aus Epidermiszellen hervorgegangen sind und sich wie zweischneidige Scheitelzellen teilen.

III.

Bei *Typha angustifolia* liegen die Blattansätze an den gestauchten Achsen der Hauptknospen nebeneinander, nicht übereinander wie bei den anderen Pflanzen. Das ist die Folge der Tätigkeit eines Meristemmantels, wie er bei Monokotylen mit dickeren Achsen nicht selten vorkommt und zuerst von Strasburger für die Palme *Washingtonia* beschrieben worden ist. Wie dort entstehen unter den jüngsten Blattanlagen durch perikline Teilung und Streckung in antikliner Richtung schräg nach oben verlaufende Zellzüge, die die Blattanlagen emporschieben. Der Kegelscheitel ist flach und zeigt einen typischen Plastochronformwechsel. Die Kraftknospen besitzen dagegen einen steileren Vegetationspunkt mit schmächtigeren Blattanlagen, die zu Schuppenblättern werden.

Unter der einschichtigen Tunika finden sich oft 2—3 vom Korpus gebildete, geschlossene Zellenlagen, die die zentralen Zellreihen, mit denen sie auf gemeinsame Initialen zurückgehen, umgeben.

Die *Blattbildung* wird durch perikline Teilungen der 2. Korpuslage eingeleitet, dann überwiegen aber Teilungen der 1. Korpuslage.

Literaturverzeichnis.

Buder, J.: Über den Bau des phanerogamen Sproß-Vegetationspunktes und seine Bedeutung für die Chimärentheorie. Ber. dtsch. bot. Ges. **46**, (20) (1928). — **Bugnon, P.:** La feuille chez les Graminées. Caen 1921. — **Domin, K.:** Morphologische und phylogenetische Studien über die Stipularbildungen. Ann. Jard. bot. Buitenzorg **24**, 117 (1911). — **Douliot, H.:** Recherches sur la croissance terminale de la tige des phanérogames. Ann. des Sci. natur. Bot. Ser. VII, **11**, 283 (1890). — **Foster, A. S.:** A histogenetic study of foliar determination in Carya Buckleyi var. arkansana. Amer. J. Bot. **22**, 88 (1935). — Leaf differentiation in angiosperms. Bot. Review **2**, 349 (1937). — **Glück, H.:** Die Stipulargebilde der Monokotyledonen. Verh. naturhist.-med. Ver. Heidelberg **7**, 1 (1901). — **Graebner, P.:** Potamogetonaceen. In Kirchner, Loew und Schröter: Lebensgeschichte der Blüten-

pflanzen Mitteleuropas. I. 1. Stuttgart 1908. — **Groom, P.:** Über den Vegetationspunkt der Phanerogamen. Ber. dtsch. bot. Ges. **3**, 303 (1885). — **Haberlandt, G.:** Über Scheitelwachstum bei den Phanerogamen. Mitt. naturhist. Ver. Steiermark **1880**. — **Hanstein, J. von:** Die Scheitelzellgruppe im Vegetationspunkt der Phanerogamen. Festschr. niederrhein. Ges. Naturwiss. u. Heilk., Jub. Univ. Bonn 1868, S. 109. — **Härtel, K.:** Studien an Vegetationspunkten einheimischer Lycopodien. Beitr. Biol. Pflanz. **25**, 105 (1938). — **Helm, J.:** Das Erstarkungswachstum der Palmen und einiger anderer Monokotylen, zugleich ein Beitrag zur Frage des Erstarkungswachstums der Monokotylen überhaupt. Planta (Berl.) **26**, 319 (1937). — **Hildebrand, F.:** Über Heteranthera zosterifolia. Englers Bot. Jb. **6**, 157 (1885). — **Irmisch, Th.:** Über einige Arten aus der natürlichen Pflanzenfamilie der Potameen. Berlin 1885. — **Karsten, G.:** Über die Anlage seitlicher Organe bei den Pflanzen. Leipzig 1886. — **Kliem, F.:** Vegetationspunkt und Blattanlage bei Avena sativa. Beitr. Biol. Pflanz. **24**, 281 (1937). — **Kniep, H.:** Sur le point végétatif de la tige de l'Hippuris vulgaris. Ann. des Sci. natur. bot. 8, sér. **19** (1904). — **Kny, L.:** Der Stammscheitel von Hippuris vulgaris L. und von Elodea canadensis Rich. u. Mich. Sitzgsber. Ges. naturforsch. Freunde Berl., 16. Juli 1878. — **Koch, L.:** Die vegetative Verzweigung der höheren Gewächse. Jb. Bot. **25**, 380 (1893). — **Korody, E.:** Studien am Sproß-Vegetationspunkt von Abies concolor, Picea excelsa und Pinus montana. Beitr. Biol. Pflanz. **25**, 23 (1937). — **Korschelt, P.:** Zur Frage über das Scheitelwachstum bei den Phanerogamen. Jb. Bot. **15**, 642 (1884). — **Loew, E.:** Typhaceae. In Kirchner, Loew und Schröter: Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas. I, 1. Stuttgart 1908. — **Nägeli, C.:** Über das Scheitelwachstum der Phanerogamen. Bot. Ztg **36** (1878). — **Neumann, H.:** Zur Kenntnis der Anatomie und ersten Anlage der Gramineenligula. Beitr. Biol. Pflanz. **25**, 1 (1937). — **Pringsheim, N.:** Über die Bildungsvorgänge am Vegetationskegel von Utricularia vulgaris. Sitz.ber. Akad. Wiss. Berlin **1869**, 92. — **Rüdiger, W.:** Die Sproß-Vegetationspunkte einiger Monokotylen. Beitr. Biol. Pflanz. **26**, 401 (1939). — **Sanio, C.:** Über endogene Gefäßbündelbildung. Bot. Ztg **22**, 193 (1864). — **Schmidt, A.:** Histologische Studien an phanerogamen Vegetationspunkten. Bot. Archiv **8**, 345 (1924). — **Schoute, S. C.:** Die Stelärtheorie. Groningen 1902. — **Schüepp, O.:** Untersuchungen über Wachstum und Formwechsel von Vegetationspunkten. Jb. Bot. **57**, 17 (1917). — Meristeme. In Linsbauers Handbuch der Pflanzenanatomie, Bd. 4. Berlin 1926. — **Schwartz, O.:** Anatomische, morphologische und systematische Untersuchungen über die Pontederiaceen. Beih. bot. Zbl., 1. Abt., **42**, 263 (1926). — **Troll, W.:** Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. I, 2. Berlin 1939. — **Velenovsky, J.:** Vergleichende Morphologie der Pflanzen. Teil 2. Prag 1907. — **Vöchting, H.:** Zur Histologie und Entwicklungsgeschichte von Myriophyllum. Nova Acta Leopoldina **36**, 16 (1873). — **Zimmermann, W. A.:** Histologische Studien am Vegetationspunkt von Hypericum uralum. Jb. Bot. **68**, 289 (1928).

Lebenslauf.

Am 16. Juli 1914 wurde ich, Maria Anna Laura von Schalscha-Ehrenfeld, als Tochter des Maximilian von Schalscha-Ehrenfeld und seiner Ehefrau Elisabeth, geborenen Scheithauer, in Rengersdorf, Kreis Glatz, geboren.

Von Ostern 1924 bis Ostern 1933 besuchte ich das Oberlyzeum in Glatz und bestand hier die Reifeprüfung mit dem Prädikat „gut".

Da schon in der Schule mein Hauptinteresse den naturwissenschaftlichen Fächern galt, begann ich im Sommersemester 1933 an der Schlesischen Friedrich-Wilhelms-Universität zu Breslau Mathematik und Chemie zu studieren. Das Sommersemester 1934 verbrachte ich an der Universität Freiburg i. Br. Hier wechselte ich mein erstes Studienfach, an Stelle von Mathematik trat Biologie. Vom Wintersemester 1934/35 bis Wintersemeter 1937/38 widmete ich mich wieder dem Studium an der Breslauer Universität. Am 25. Januar 1939 konnte ich bei der Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Breslau das Doktorexamen mit „gut" ablegen. Das Staatsexamen in Biologie, Chemie und Mathematik bestand ich am 11. November 1939.

Meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. J. Buder, möchte ich an dieser Stelle für Anregung und ständige Förderung der vorliegenden Arbeit danken.

Maria von Schalscha-Ehrenfeld.